Na_2SO_4和Na_2CO_3胁迫下苦楝幼苗的形态及光合生理特性

张远兰，胡鑫，蔡金峰，国靖，郁万文，曹福亮，汪贵斌*

（南京林业大学南方现代林业协同创新中心，南京林业大学林学院，南京 210037）

摘要：为探索苦楝应对盐胁迫的响应机制和为苦楝在盐碱地区的推广应用提供理论参考。该研究以一年生苦楝（*Melia azedarach*）实生苗为材料，在盆栽条件下设置中性盐Na_2SO_4和碱性盐Na_2CO_3 3个盐浓度（200、400和600 mmol·L^{-1}）处理40 d，研究苦楝的抗盐碱水平及在不同程度盐碱胁迫条件下的生长及光合生理变化。结果表明，随着盐浓度的提高，苦楝的苗高、地径和生物量的增长量均呈现下降趋势，且碱性盐胁迫条件下降程度更大，盐胁迫提高苦楝的根冠比。处理10 d时，苦楝幼苗的所有光合指标随中性盐和碱性盐浓度的提高呈相似的下降特征，碱性盐胁迫条件下的降低幅度显著大于中性盐胁迫，且随处理时间的增加，中性盐和碱性盐处理下苦楝幼苗的净光合速率和蒸腾速率显著降低。随着盐浓度的提高，苦楝的叶绿素含量呈现下降趋势，200 mmol·L^{-1}盐胁迫对叶绿素含量影响较小，400和600 mmol·L^{-1}盐碱胁迫均对叶绿素含量有显著影响。600 mmol·L^{-1}碱性盐胁迫条件下，苦楝叶片相对电导率和饱和水分亏缺最高，显著高于其余处理。同等浓度下，碱性盐胁迫的苦楝叶片相对电导率和饱和水分亏缺显著高于中性盐胁迫处理。由此可见，苦楝具有一定的耐盐碱能力，碱性盐比中性盐对苦楝幼苗的影响更大。

关键词：苦楝，盐碱胁迫，生长，光合，水分状况

中图分类号：Q945.78　　**文献标识码：**A

Morphological and photosynthetic physiological characteristics of *Melia azedarach* seedlings under Na_2SO_4 or Na_2CO_3 stress

ZHANG Yuanlan, HU Xin, CAI Jingfeng, GUO Jing, YU Wanwen, CAO Fuliang, WANG Guibin*

（*Co-Innovation Center for the Sustainable Forestry in Southern China, College of Forestry, Nanjing Forestry University*, Nanjing 210037, China）

Abstract: To explore the response mechanism of *Melia azedarach* to salt stress and to provide reference for the application of *M. azedarach* in saline and alkaline areas. One-year-old *M.*

基金项目：国家重点研究开发计划（2017YFD06000700）；江苏省农业科技自主创新基金(CX(16)1005)；江苏高校优势学科建设工程资助项目(PAPD) [Supported by the National Key Research and Development Program of China (2017YFD0600700)；Agricultural Science and Technology Independent Innovation Funds of Jiangsu Province (CX(16)1005)；the Priority Academic Program Development of Jiangsu Higher Education Institution (PAPD)]。

作者简介： 张远兰(1982-)，女，硕士，助理实验师，主要从事经济林栽培研究工作，(E-mail) 247947771@qq.com。

***通信作者：**汪贵斌，男，博士，教授，研究方向为经济林栽培，教授，(E-mail) guibinwang99@163.com。

azedarach seedlings grown in pots were used as materials, and subjected to sodium sulphate or sodium carbonate of three concentrations （200, 400, and 600 mmol L^{-1}） for 40 days to study the growth, physiological and photosynthetic parameters. Results showed that the growth of seedling height, ground diameter and biomass showed downward trends with the increase of salt concentration under neutral or alkaline salt stress, and the decline was greater under alkaline salt stress. Salt stress increased the root/shoot ratio. On the 10th day, all photosynthetic parameters showed similar decline characteristics under neutral or alkaline salt stress, and the decrease extent under alkaline salt stress was significantly greater than those under neutral salt stress. With the increase of treatment time, the net photosynthetic rate and transpiration rate decreased significantly under neutral salt or alkaline salt. With the increase of salt concentration, the chlorophyll content showed a downward trend. 200 mmol L^{-1} salt stress had little effect on the chlorophyll content, 400 and 600 mmol L^{-1} salt stress had significant effect on the chlorophyll content. Under 600 mmol L^{-1} alkaline salt stress, the relative conductivity and saturated water deficit of *M. azedarach* leaves were the highest, significantly higher than those of other treatments. At the same concentration, the relative conductivity and saturated water deficit under alkaline salt stress were significantly higher than those under neutral salt stress. Thus, *M. azedarach* has a certain salt-alkali tolerance, the effect of alkaline salt on the *M. azedarach* seedlings is greater than neutral salt.

Key words: *Melia azedarach*，saline-alkali stress，growth，photosynthesis，water status

土壤盐碱化是指土壤中可溶性盐分（硫酸钠、氯化钠、碳酸钠和碳酸氢钠等）不断向土壤表层积聚形成盐碱土的过程，是农业生态环境退化中的一个主要问题。据统计，全球有超过 8 亿公顷的土地受到盐（3.97 亿公顷）或盐碱（4.34 亿公顷）的影响（Munns，2005）。其中由于人类不合理的灌溉，导致地下水中的盐分沿土壤毛管孔隙上升并在地表积累引起的盐渍化称为次生盐渍化，主要发生在干旱和半干旱地区。由于海潮发生带入土壤中大量盐类，在强烈蒸发作用下盐类向地表积累而形成的盐渍化称为滨海盐渍化，主要发生在滨海地区。盐胁迫通常会限制植物的生长，降低土壤肥力，影响作物产量，并给当地人们的生产和生活、经济发展乃至生态环境带来严重威胁（刘正祥等，2014）。治理盐碱化主要是通过引淡淋盐、井排井灌、覆盖、换土和种植耐盐植物等手段，其中种植耐盐植物不仅成本较低且改良效果好，且能够保持水土和提高土壤质量，为盐碱地的有效利用和生态可持续发展提供基础（单奇华等，2011）。

苦楝（*Melia azedarach*）为楝科楝属落叶乔木，是我国优良的乡土树种，又名苦苓、楝树和森树等（程诗明等，2005）。苦楝是优良的材用树种，其材质坚韧、纹理华美、光洁度高且耐磨性强，亦是药用树种，其花、叶、果实和根皮均可入药（陈丽君等，2014）。此外，还具有较好的涵养水源、保持水土和抗盐等功能，是东部滨海盐渍区优良的造林树种之一（张子晗等，2014）。研究表明苦楝有较强的抗盐能力，能够在含盐量 0.46 %以下的盐碱地正常生长（王家源，2013）。硫酸钠和氯化钠是在盐渍土壤中占主导地位的中性盐类，Cl^-和 SO_4^{2-}离子在物理化学行为上截然不同，SO_4^{2-}具有较大的水化直径，比土壤溶液中的 Cl^-更容易形成离子对（Li et al., 2019）。到目前为止，已经有关于氯化钠对苦楝胁迫的研究，苗海霞等研究表明，NaCl 胁迫显著抑制苦楝的生长，对地上部分影响更大，且高浓度的盐分胁迫对叶的影响大于对茎的影响（苗海霞等，2005）。魏海霞等研究表明，苦楝对 0.2 %浓度的 NaCl 有一定抗性，脯氨酸是高盐胁迫下苦楝最重要的渗透调节物质（魏海霞等，2005）。而 Xu et al. （2018）对 6 个种源苦楝耐盐性进行研究，表明不同种源苦楝幼苗的脯氨酸、丙二醛和可溶性蛋白含量差异较大，且耐盐性差异较大。碳酸钠和碳酸氢钠是主要的碱性盐成分，其

破坏因子与中性盐胁迫类似，又有高 pH 的附加胁迫（Yang et al., 2008），目前关于苦楝对碱性盐耐受能力的研究较少。因此我们选择中性盐硫酸钠和碱性盐碳酸钠模拟盐胁迫，以一年生苦楝实生苗为研究对象，测定不同浓度中性盐和碱性盐对苦楝幼苗的生长和光合作用指标的影响，以期了解苦楝的耐硫酸盐和碳酸盐的能力，为其在滨海盐碱地区的开发利用提供基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为一年生苦楝实生苗，试验于 2018 年在南京林业大学下蜀林场育苗大棚中进行。2016 年年底于南京林业大学校园 20 年生苦楝母株上采集果实，果实经浸泡、揉搓和去壳后筛选出饱满籽粒，播种育苗后于 2017 年 4 月选取长势良好且相对一致的苦楝幼苗进行盆栽。盆栽容器为高 28 cm，直径 32 cm 的聚乙烯塑料盆，每盆栽植苦楝幼苗 1 棵，每盆装大田土壤 4 kg，苗木生长期间正常浇水和管理维护。2018 年 2 月进行平茬，4 月份挑选生长相对一致苗木进行处理。

1.2 试验设计

研究表明苦楝有较强的抗盐能力，能够在含盐量 0.46%以下的盐碱土正常生长（王家源，2013）。本研究结合江苏地区盐碱地土壤盐分的含量及前人对苦楝耐 NaCl 盐胁迫的研究设定浓度 （魏海霞等，2005；Xu et al., 2018），并按照 Na_2SO_4 与 Na_2CO_3 不同浓度处理进行分组，分为 CK （0）、200、400 和 600 mmol·L^{-1} 一共 7 个随机分组，每个处理 13 棵苗，其中每个处理中 5 棵苗用于非破坏性测定。为避免盐激反应，同时保证盐分的均匀分布，整个施盐过程分三天完成，每天用相应浓度的盐溶液浇灌，盐溶液量为 100 mL，不施盐的处理施入 100 mL 蒸馏水，盐分施入完成即该试验处理正式进行。之后进行统一水分管理，如果有溶液渗入托盘，就将托盘中水分回灌至塑料盆中，保持土壤的盐分不流失。

1.3 指标及测定方法

1.3.1 苗高、地径和生物量测定。处理第 0、10、20、30 和 40 d 分别用钢卷尺和游标卡尺测定苗高和地径。处理 40 d 时，各处理分别取 3 株苦楝苗，自来水冲洗干净，带回实验室再用去离子水冲洗干净，用纸巾吸干水分，将苗木分为根、茎、叶片三部分，在 105 ℃烘箱内杀青 10 min，再于 80 ℃烘干直至恒重，分别称重测定生物量。

1.3.2 叶绿素含量测定。处理第 10、20、30 和 40 d 采样，称取 0.1 g 新鲜叶片放入刻度试管，并加入 10 mL 80%丙酮溶液，置于黑暗处。待试管中叶片颜色彻底变为白色，使用紫外分光光度计 DU800 同时对浸提液进行 663 mm 和 645 mm 波长的比色测定，从而计算得到总叶绿素含量（mg g^{-1} FW）（王家源，2013）。

1.3.3 光合作用参数测定。在处理的 10 和 40 d，使用 Li-6400 便携式光合测定仪（Li-Cor 6400，USA）于上午 9:00—11:00 对苦楝进行光合参数测定。测定时使用开放气路，光强为 1 400 μmol·m^{-2} s^{-1}，CO_2 流量为 500 μmol·m^{-2} s^{-1}。测定净光合速率（P_n）、蒸腾速率（T_r）、气孔导度（G_s）和胞间 CO_2 浓度（C_i）。测定时选取完全展开的成熟叶片（从顶部数第 4~5 片叶），每处理测定 5 株，每株 3 片。

1.3.4 相对电导率测定。处理第 10、20、30 和 40 d 采样，使用蒸馏水将取自同一位置的 2 g 新鲜叶片进行两次冲洗，并将其剪为 1 cm 左右小段至于烧杯里，用 20 mL 蒸馏水倒入浸没叶片。将烧杯放入真空干燥器中，进行三次抽气处理，致叶片沉于烧杯底部。取出抽气的烧杯放置 3 h，进行均匀搅动，使用电导仪测量其恒温 25℃时的电导率 S_1；再将溶液进行 15 min 的沸水浴，待恢复常温后再次测量其电导率 S_2，同样环境下测量蒸馏水的电导率记为 S_0。

相对电导率（%）$=S_1-S_0/S_2-S_0\times100\%$

式中：S_1 为 25 ℃下电导率；S_2 为煮沸电导率；S_0 为相同条件下测定蒸馏水电导率。

1.3.5 水分饱和亏缺测定。采用饱和称重法，在 10、20、30 和 40 d 取新鲜叶片称鲜重（W_f）后，浸入水中，待叶片充分吸水后取出，用吸水纸吸干其表面附着的水分，称其饱和鲜重（W_t），然后置于 80 ℃烘箱中杀青，再置于 55 ℃烘箱中烘干至恒重，称其干重（W_d）。计算公式如下：

$$WSD=(W_t-W_f)/(W_t-W_d)\times100\%$$。

1.4 数据处理

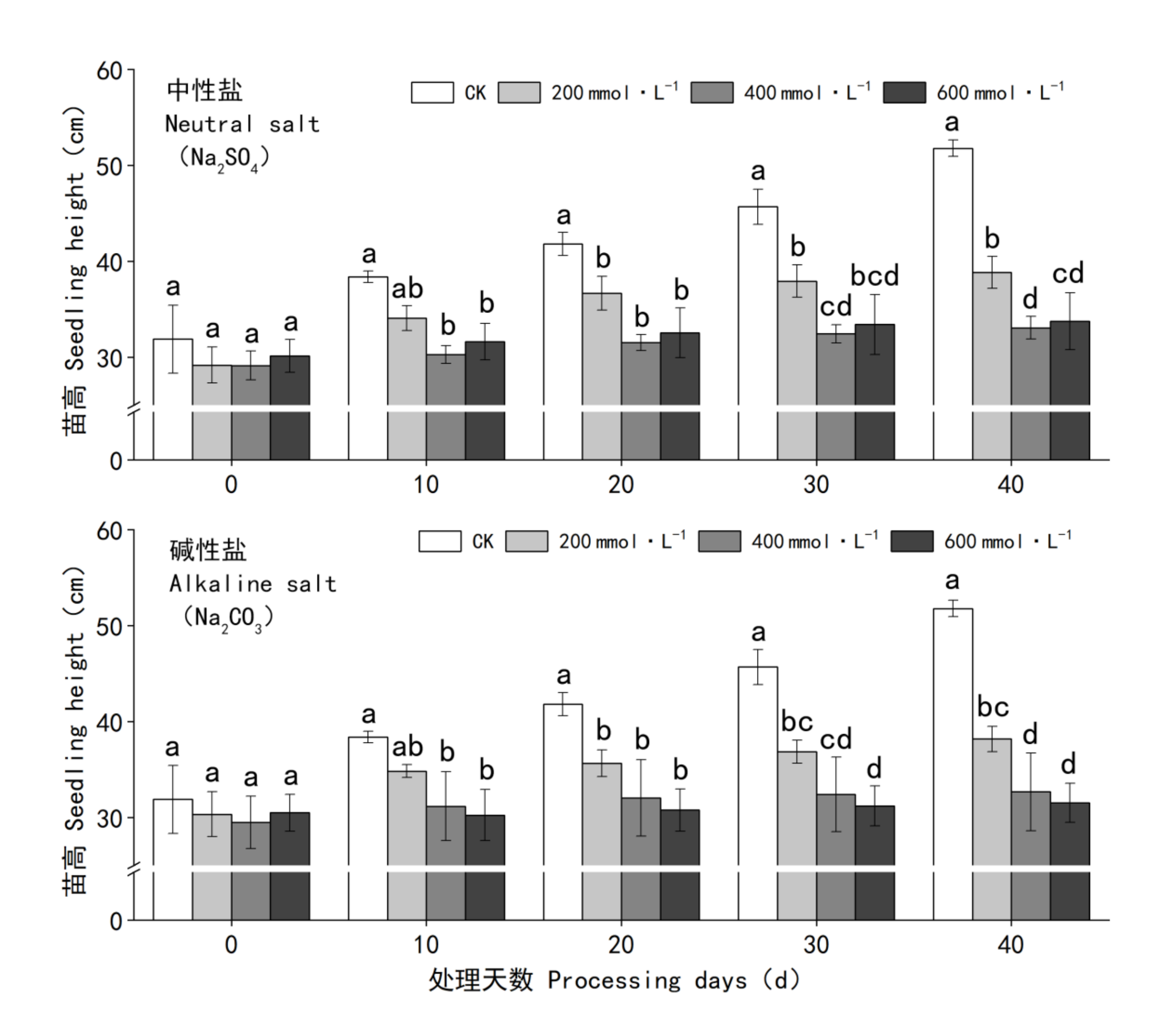
利用 Excel 2017 制作图表，利用 SPSS19.0 进行数据统计和方差分析，对不同盐类型、不同盐浓度和不同处理时间的苦楝幼苗苗高、地径、光合指标和叶绿素含量等指标进行三因素方差分析。图表中数据为 3 次重复的平均值±标准方差（SD）。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对苦楝苗高、地径和生物量的影响

由图 1 可知，不同浓度中性盐和碱性盐处理均抑制了苦楝苗高的增长，且随着盐浓度的增大和胁迫时间的延长，抑制作用越强。方差分析表明，不同盐分浓度和胁迫时间对苗高影响达极显著差异（$P<0.01$），但不同盐分类型对苦楝苗高影响差异不显著（$P>0.01$）。

在盐胁迫处理初期（10 d），在 200 mmol·L^{-1} 浓度胁迫下苗高与对照差异不显著，说明低浓度盐胁迫在处理初期并没有对苦楝高生长造成影响，400 mmol·L^{-1} 和 600 mmol·L^{-1} 浓度胁迫下苗高显著低于对照。在盐胁迫 20 d 后，不同盐胁迫下苦楝苗均显著低于对照，且各盐处理之间随着胁迫浓度的增强，高生长受到抑制程度加剧，400 mmol·L^{-1} 和 600 mmol·L^{-1} 浓度胁迫下苗高增长很缓慢，几乎处于停滞状态，说明中高浓度盐碱胁迫对苦楝高生长造成显著影响。由表 1 可知，盐胁迫下苦楝苗高相对增长率均低于对照，各中性盐和碱性盐胁迫下分别比对照低 46.91%、78.31%、80.85%和 58.63%、82.77%、94.58%，特别是在 600 mmol·L^{-1} 碱性盐胁迫下，苗高增长率仅为 3.38%，说明碱性盐胁迫对苗高增长率的抑制程度高于中性盐。



注：不同小写字母表示同种盐处理在同一处理天数的不同浓度间显著差异（P<0.05）。下同。

Note: Different lowercase letters indicated significant difference between different concentrations of the same salt treatment on the same processing day (P<0.05). The same below.

图 1 中性盐和碱性盐处理对苦楝苗高的影响

Fig.1 Effects of neutral salt and alkaline salt stress on *Melia azedarach* seedlings height

由图 2 可知，盐处理显著抑制了苦楝地径的增长，且随着盐浓度的提高，抑制效果呈递增的趋势。方差分析表明，不同盐分类型、盐分浓度和胁迫时间对地径影响的差异均达极显著水平（P<0.01）。盐胁迫处理前 20 d，各盐胁迫对苦楝地径的影响差异不显著，可能是盐胁迫在这个阶段对苦楝地径增长抑制程度不高。处理 30 d 以后，各盐处理下苦楝地径显著低于对照，盐胁迫抑制地径增长的程度加剧。由表 1 可知，随盐胁迫浓度增加，苦楝地径相对增长率呈下降趋势，各盐胁迫下分别比对照低 29.37%、48.07%、82.28%和 61.71%、74.80%、83.16%，碱性盐胁迫对地径相对增长率的抑制程度高于中性盐。

表 1 中性盐和碱性盐处理对苦楝苗高和地径相对增长率的影响

Table 1 Effects of neutral salt and alkaline salt stress on relative growth rate of *Melia azedarach* seedling height and ground diameter

盐类型 Salt type	盐浓度 Salt concentration（mmol L^{-1}）	苗高相对增长率 Relative growth rate of seedling height（%）	地径相对增长率 Relative growth rate of ground diameter（%）
中性盐	CK	62.39	35.28

Neutral salt（Na_2SO_4）	200	33.12	24.92
	400	13.53	18.32
	600	11.95	6.25
	CK	62.39	35.28
碱性盐 Alkaline salt（Na_2CO_3）	200	25.81	13.51
	400	10.75	8.89
	600	3.38	5.94

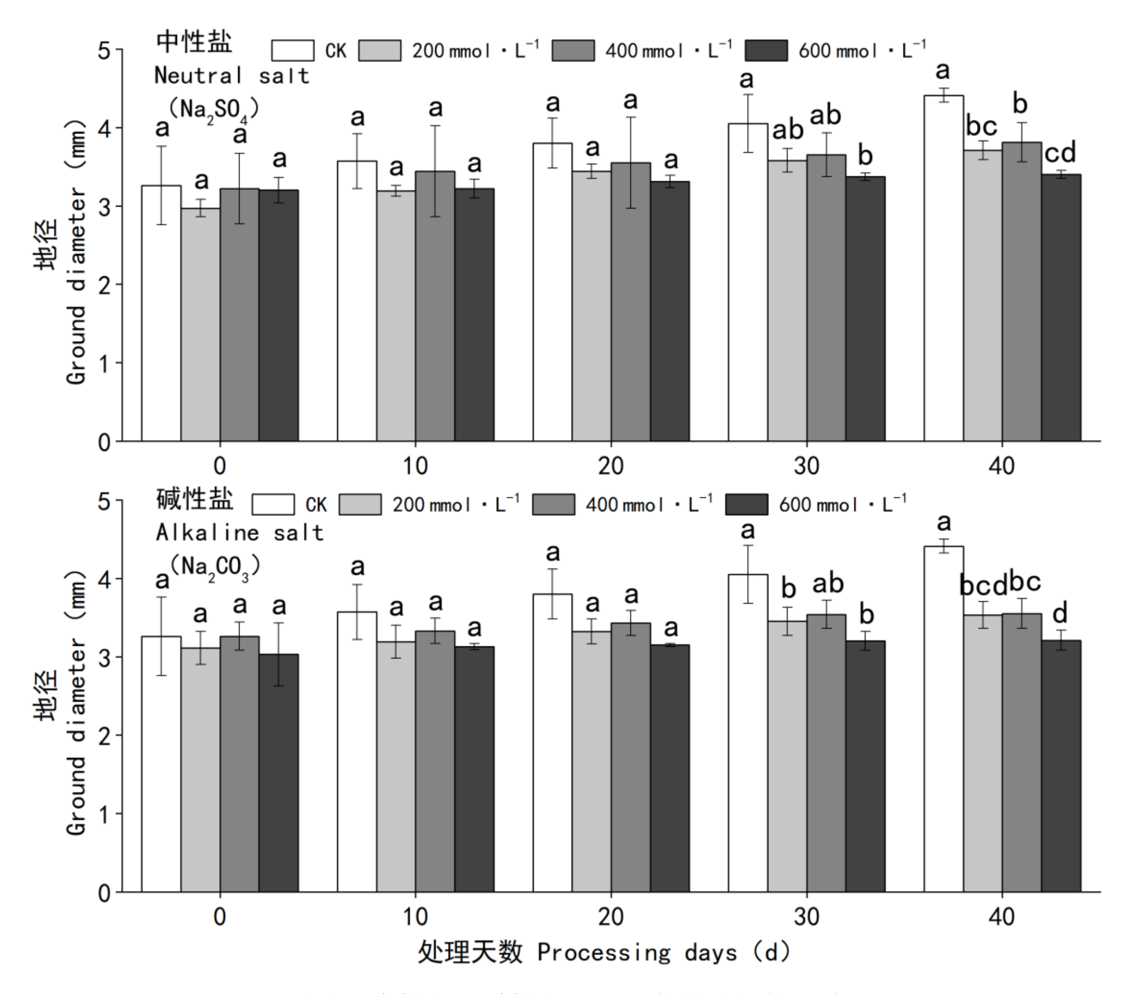


图 2 中性盐和碱性盐处理对苦楝地径的影响

Fig.2 Effects of neutral salt and alkaline salt stress on ground diameter of *Melia azedarach* seedling

由表 2 可知，不同盐胁迫条件对苦楝地上、地下及总生物量的积累造成一定影响，随胁迫程度的增大，生物量的积累呈下降趋势。方差分析表明，不同盐浓度对苦楝地上、地下及总生物量的影响差异达极显著水平（P<0.01），盐分类型对苦楝地上和总生物量的影响差异达显著水平（P<0.05），但对地下部分影响不显著。在低盐浓度（200 mmol·L^{-1}）条件下，中性盐和碱性处理的总生物量分别比对照低 23.5%和 42.1%，且均与对照存在显著差异；其中，地上部分均显著低于对照组，但地下部分与对照组无显著差异。在中盐浓度（400 mmol·L^{-1}）条件下，中性盐和碱性盐处理的总生物量分别比对照低 39.0%和 65.8%，且均与对照组差异

显著；地上部分和地下部分均显著低于对照组。在高盐浓度（600 mmol L^{-1}）条件下，中性盐和碱性盐处理的总生物量分别比对照低 67.3%和 112.4%，且均与对照存在显著差异；地上部分和地下部分均显著低于对照。总体上，碱性盐对苦楝幼苗生物量积累的影响更大。

与对照相比，不同盐胁迫下苦楝根冠比均有不同程度提高，说明盐胁迫对地上部分生长的抑制程度要大于对地下部分的抑制。碱性盐胁迫下更大的根冠比说明碱性盐对苦楝地上部分更大的抑制作用。

表 2 中性盐和碱性盐胁迫对苦楝生物量的影响

Table 2 Effects of neutral salt and alkaline salt stress on biomass of *Melia azedarach* seedling

盐类型 Salt type	盐浓度 Salt concentration（mmol L^{-1}）	生物量 Biomass（g）			
		地上部分 Aboveground part	地下部分 Underground part	总生物量 Total biomass	根冠比 Root/shoot ratio
中性盐 Neutral salt（Na_2SO_4）	CK	12.7±2.34a	6.2±1.01a	18.9±3.35a	0.50
	200	9.9±1.65b	5.5±1.46a	15.3±3.11b	0.56
	400	8.9±2.11b	4.7±1.38b	13.6±3.49b	0.52
	600	7.5±1.79c	3.8±0.99c	11.3±2.78c	0.54
碱性盐 Alkaline salt（Na_2CO_3）	CK	12.7±2.34a	6.2±1.01a	18.9±3.35a	0.50
	200	8.7±2.61b	5.6±1.34a	13.3±3.95b	0.64
	400	7.3±1.14c	4.1±2.61b	11.4±3.75b	0.61
	600	5.4±1.05d	3.5±0.79c	8.9±1.84c	0.70

注：不同小写字母表示同种盐处理在同一处理天数的不同浓度间显著差异（P<0.05）。下同。

Note: Different lowercase letters indicated significant difference between different concentrations of the same salt treatment on the same processing day (P < 0.05). The same below.

2.2 盐胁迫对苦楝幼苗光合作用参数的影响

盐胁迫 10 d 后，方差分析表明，中性盐和碱性盐各浓度处理净光合速率和气孔导度均低于对照组，但均未达到显著水平，各处理间也无显著差异（P>0.05）。中性盐和碱性盐各浓度处理蒸腾速率和胞间 CO_2 浓度均低于对照组，且各处理间差异显著（P<0.05）。盐胁迫处理 40 d 后，中性盐和碱性盐各浓度处理净光合速率和气孔导度均显著低于对照组，低盐浓度（200 mmol L^{-1}）和中盐浓度（400 mmol L^{-1}）处理间净光合速率和气孔导度无显著差异，均与高盐浓度（600 mmol L^{-1}）处理存在显著差异。中性盐和碱性盐的高盐浓度处理气孔导度分别比对照低 48.3%和 62.3%。盐胁迫处理 40 d 时，苦楝幼苗的蒸腾速率和胞间 CO_2 浓度均显著低于对照组，随着盐浓度的增大抑制作用也递增。方差分析表明，不同盐分类型、浓度和胁迫时间苦楝蒸腾速率和胞间 CO_2 浓度差异达极显著水平（P<0.01）。其中低盐浓度（200 mmol L^{-1}）和中盐浓度（400 mmol L^{-1}）处理间蒸腾速率和胞间 CO_2 浓度无显著差异，但均与高盐浓度（600 mmol L^{-1}）处理存在显著差异。中性盐和碱性盐的高盐浓度处理蒸腾速率分别比对照低 42.9%和 137.0%，胞间 CO_2 浓度比对照低 56.0%和 106.2%。

表 3 中性盐和碱性盐胁迫对苦楝光合作用参数的影响

Table 3 Effects of neutral salt and alkaline salt stress on photosynthetic parameters of *Melia azedarach* seedling

盐类型 Salt type	盐浓度 Salt concentration（mmol·L^{-1}）	10 d				40 d			
		P_n (μmol·m^{-2} s^{-1})	C_i (μmol·m^{-2} s^{-1})	G_s (mmol·m^{-2} s^{-1})	T_r (mmol·m^{-2} s^{-1})	P_n (μmol·m^{-2} s^{-1})	C_i (μmol·m^{-2} s^{-1})	G_s (mmol·m^{-2} s^{-1})	T_r (mmol·m^{-2} s^{-1})
中性盐 Neutral salt（Na_2SO_4）	CK	8.91±1.15a	0.530±2.01a	0.184±0.008a	4.50±0.21a	10.00±1.97a	0.532±1.23a	0.186±2.228a	4.10±0.23a
	200	8.23±1.94a	0.436±1.56b	0.182±0.002a	4.17±0.56a	7.43±1.224b	0.441±1.39b	0.173±2.392b	3.53±0.69b
	400	8.88±1.02a	0.409±1.06bc	0.182±0.004a	3.77±0.46bc	6.80±1.71b	0.439±1.01b	0.168±2.019b	3.23±0.52bc
	600	8.15±1.11a	0.369±1.98c	0.179±0.003a	3.33±0.98c	5.20±1.98c	0.341±1.01c	0.158±3.013c	2.87±0.21c
碱性盐 Alkaline salt（Na_2CO_3）	CK	8.91±1.15a	0.530±2.01a	0.184±0.008a	4.50±0.81a	10.00±1.97a	0.532±1.23a	0.186±2.228a	4.10±0.23a
	200	7.59±1.66a	0.425±1.08b	0.181±0.005a	3.57±0.38b	6.93±1.09b	0.382±1.92b	0.170±1.923b	3.20±0.52b
	400	7.68±1.04a	0.393±1.88bc	0.179±0.004a	3.43±0.88b	5.87±0.61b	0.366±1.09b	0.167±1.093b	2.78±0.49bc
	600	8.17±3.25a	0.281±1.04d	0.177±0.008a	2.52±0.31c	4.60±2.86c	0.258±1.09c	0.153±2.091c	1.73±0.29c

2.3 盐胁迫对苦楝幼苗叶绿素含量的影响

由图 3 可知，盐胁迫处理后，随盐浓度的提高，苦楝幼苗叶绿素含量呈先升后降的变化趋势。方差分析表明，不同盐分类型、浓度和胁迫时间对苦楝叶绿素含量的影响差异达极显著水平（P<0.01）。盐胁迫 10 d 后，中性盐和碱性盐处理苦楝叶绿素含量均与对照无显著差异。盐胁迫 20 d 后，中性盐和碱性盐 200 mmol·L^{-1} 浓度处理的叶绿素含量均显著高于对照组；此外，中性盐和碱性盐 600 mmol·L^{-1} 浓度处理叶绿素含量最低，分别比对照低 7.8%和 16.6%。盐胁迫 30 d 后，中性盐各浓度处理的叶绿素显著低于对照组，碱性盐 400 和 600mmol·L^{-1} 浓度处理叶绿素含量分别比对照低 37.63%和 50.11%。盐胁迫 40 d 后，中性盐和碱性盐 400 和 600 mmol·L^{-1} 处理叶绿素含量显著低于对照组，其中 600 mmol·L^{-1} 浓度处理叶绿素含量均最低，分别比对照低 53.53%和 56.64%。总体上，200 mmol·L^{-1} 浓度的中性盐和碱性盐均对叶绿素含量影响较小，中高浓度盐胁迫对叶绿素含量有显著影响，中高浓度碱性盐对苦楝幼苗叶绿素含量的影响更大。

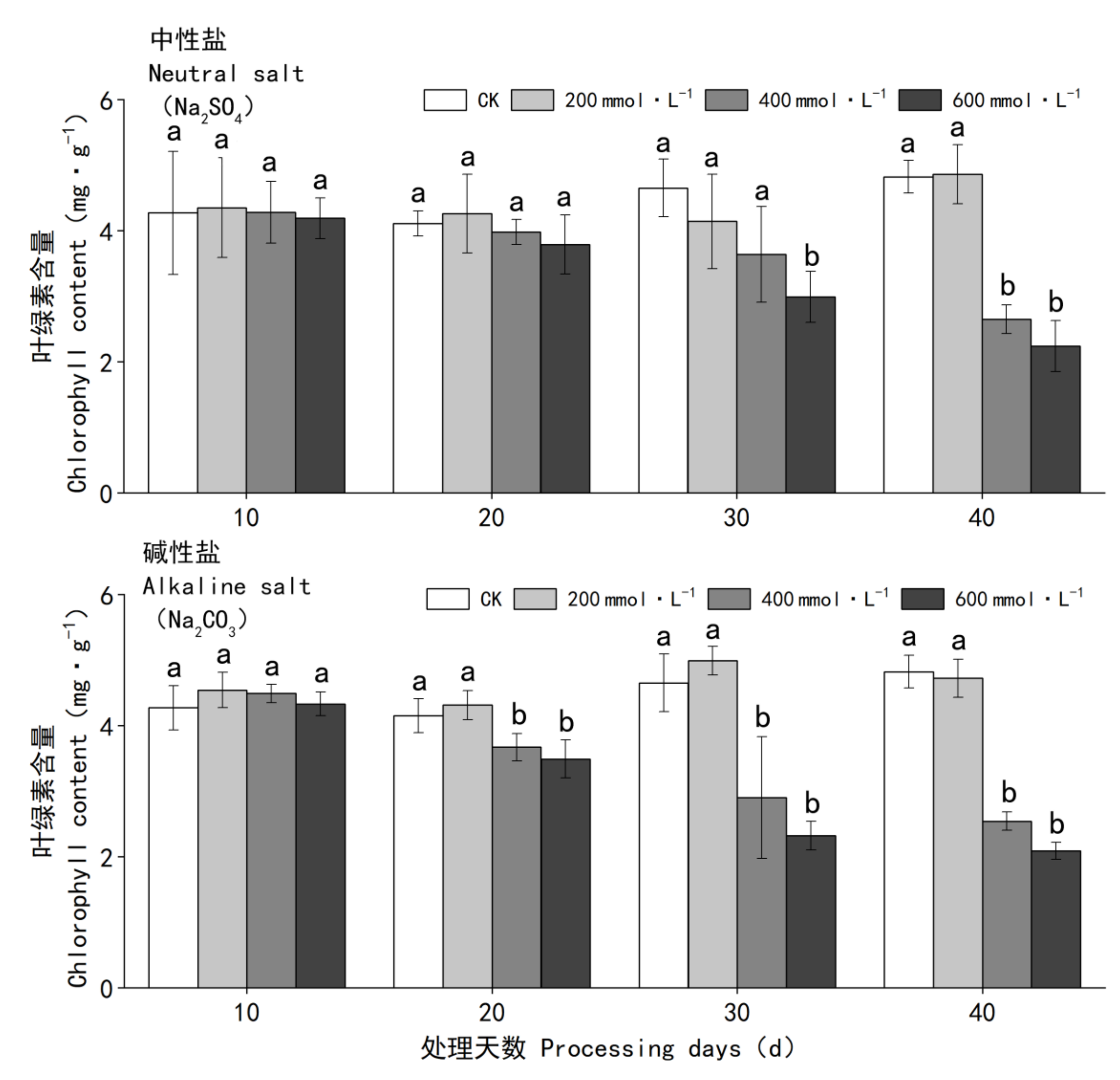


图 3 中性盐和碱性盐胁迫对苦楝叶绿素含量的影响

Fig.3 Effects of salt stress on chlorophyll content of *Melia azedarach* seedling

2.4 盐胁迫对苦楝幼苗相对电导率和饱和水分亏缺的影响

由图 4 可知，盐胁迫后，各处理苦楝的相对电导率均高于对照组，且随着盐浓度的增大，相对电导率呈递增变化趋势；在相同浓度的条件下，碱性盐处理的相对电导率高于中性盐处

理的相对电导率。同时，随着盐胁迫处理时间的延长，苦楝的相对电导率呈上升变化趋势，而对照组的相对电导率一直处于相对稳定的状态。方差分析表明，不同盐分类型、浓度和处理时间对苦楝相对电导率影响达极显著差异水平（P<0.01）。

由图 5 可知，盐胁迫后，各处理苦楝的水分饱和亏缺均显著高于对照组，且随着盐浓度的增大，叶片饱和水分亏缺呈递增变化趋势；在相同浓度的条件下，碱性盐处理的水分饱和亏损亏缺高于中性盐处理的水分饱和亏损。同时，随着盐胁迫处理时间的延长，苦楝的水分饱和亏损呈上升变化趋势，而对照组的的水分饱和亏损一直处于相对稳定的状态。总体上，碱性盐对苦楝的水分饱和亏损影响较大。方差分析表明，不同盐分类型、浓度和处理时间对苦楝相对电导率影响达极显著差异水平（P<0.01）。

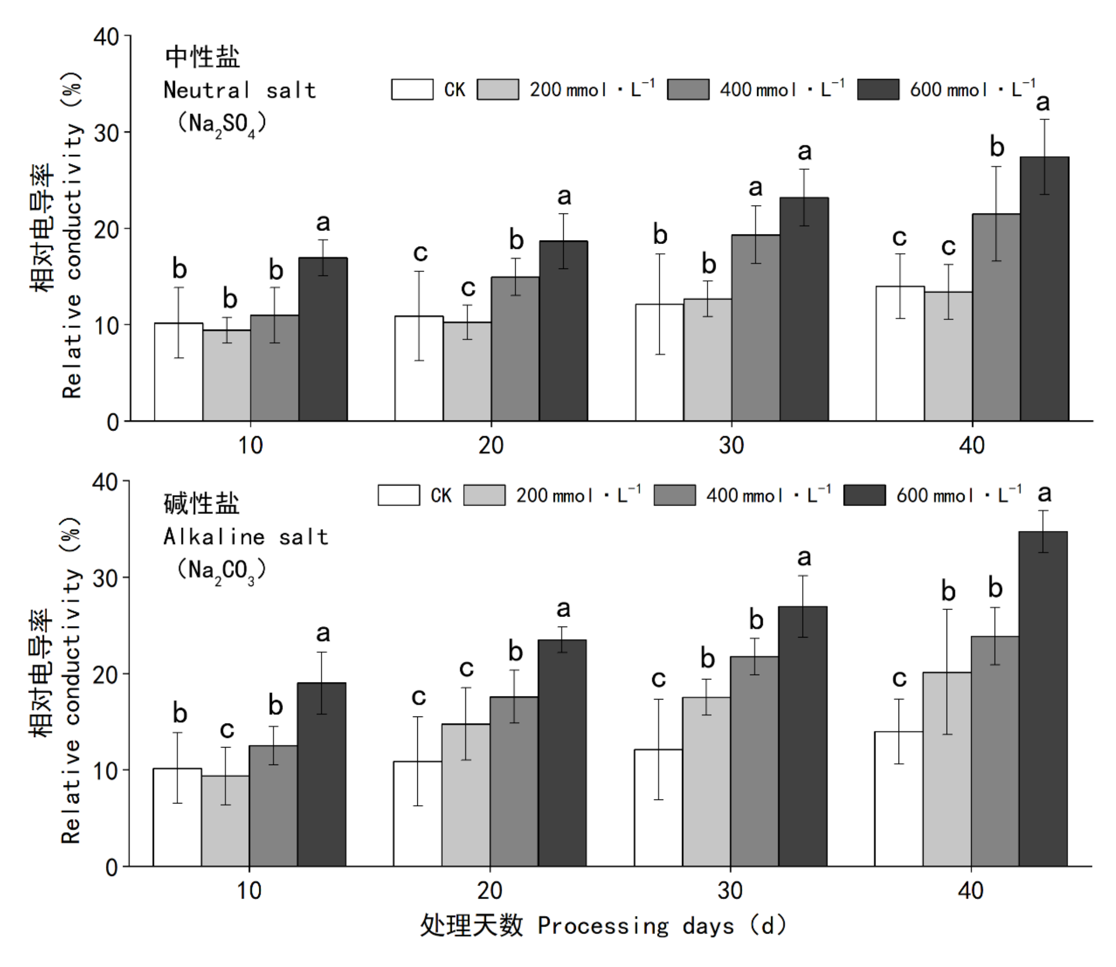


图 4 盐胁迫对苦楝相对电导率（RC）的影响

Fig.4 Effects of salt stress on relative electrical conductivity (RC) of *Melia azedarach* seedling

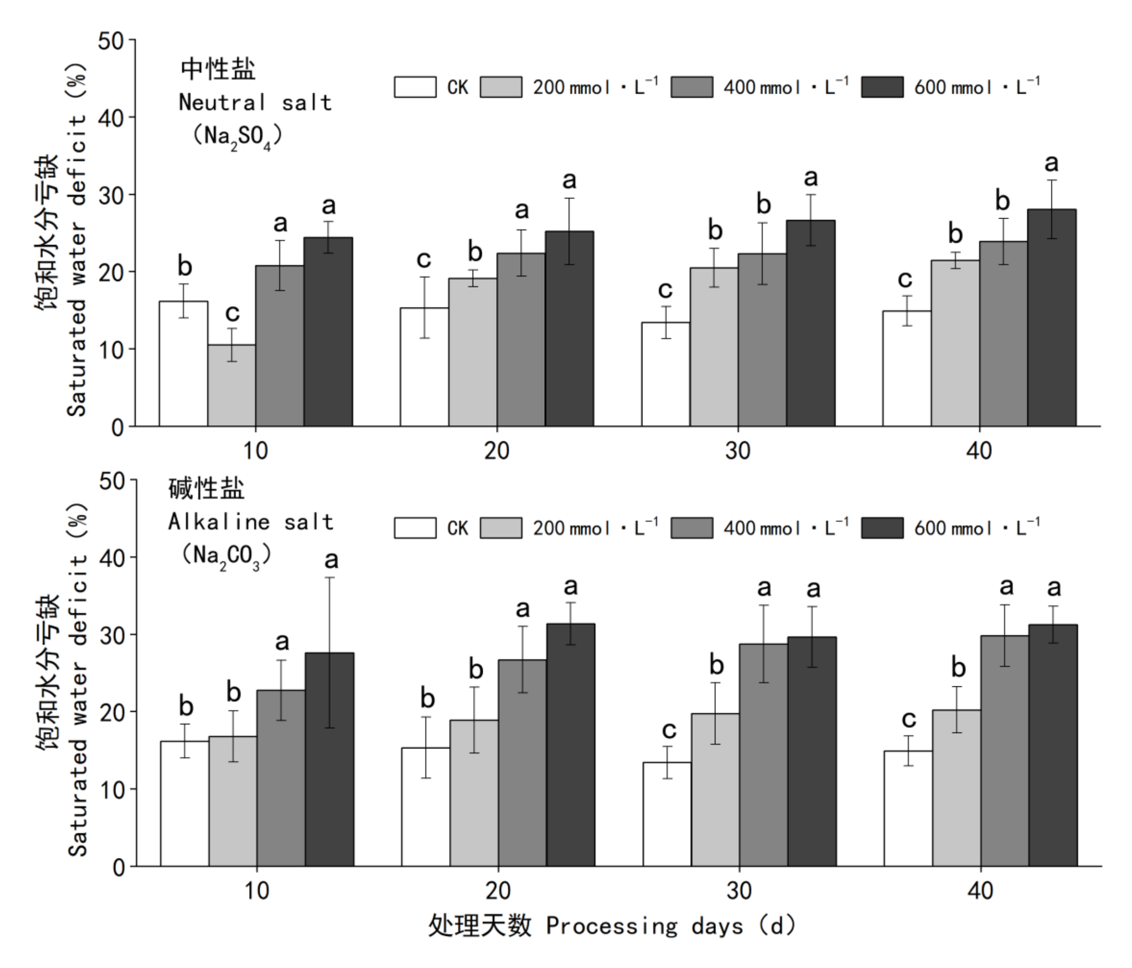


图 5 盐胁迫对苦楝水分饱和亏损（WSD）的影响

Fig.5 Effects of salt stress on water saturation deficit (WSD) of *Melia azedarach* seedling

3 结论与讨论

植物的个体生长发育过程常会受到不同程度干旱、盐碱、冻害和高温等非生物因素的影响，其中盐碱是发生在干旱、半干旱灌溉区及滨海地区最关键的非生物胁迫因子（偶春等，2019）。盐胁迫下，植物的多个生理生化过程都会受到不同程度的抑制，其中植物的生长量可以直观的反映其对盐胁迫的耐受程度（金正律和周秋艳，2014）。本研究中，不同浓度中性盐（Na_2SO_4）和碱性盐（Na_2CO_3）处理下的苦楝幼苗苗高、地径和生物量在一定程度上受到抑制，其中低浓度（200 mmol L^{-1}）在盐胁迫 20 d 后对苗高有显著的抑制作用，而中、高浓度（400 和 600 mmol L^{-1}）在 10 d 后就出现显著的抑制作用，且碱性盐处理下抑制作用更大。不同浓度盐胁迫均是在 30 d 后对地径有显著的抑制作用。不同浓度盐胁迫均和盐分类型对苦楝地上部分和总生物量有显著的抑制作用，对地下部分影响不显著，碱性盐处理下抑制作用更大。前人研究表明植物在遭受胁迫的状态下会将有限的资源分配到特定的器官以维持器官功能的正常发挥来辅助植株降低胁迫对自身的伤害（Bernstein et al., 2004）。本研究中盐胁迫导致苦楝根系吸水困难，导致地上生物量受到显著影响，同时苦楝为保证根系正常功能而将有限资源分配到地下部分，保证根系生物量的积累。较高的根系生物量有利于根系对水分和养分的吸收，从而稀释体内的盐浓度，提高苦楝对胁迫的耐受能力（Silveira et al., 2009；王树凤等，2014）。这与黄稚清研究得到一定浓度盐胁迫能够促进红果风铃木根系的生长，但抑制地上部分生长的结果一致（黄稚清等，2019）。碱性盐胁迫条件下，苦楝需要

消耗更多的能量通过脯氨酸来进行渗透调节，又要对升高的 pH 进行调节，导致对植株生长更大的抑制作用（王保平等，2013）。Lin et al. （2016）研究同样表明碱性盐胁迫下更强的抑制作用可能是由于高 pH 值的破坏性影响，直接导致离子失衡和代谢紊乱根际。此外，高 pH 的环境能够通过沉淀 Ca^{2+}、Mg^{2+}和 HPO_3^-来降低矿质元素的有效性，从而抑制离子吸收，破坏离子平衡（Yang et al., 2007）。

叶片是植物进行光合作用的主要器官，叶绿素是与植物光合作用有关的最重要的色素。本研究中，在低浓度盐胁迫条件下，苦楝的叶绿素含量与对照差异不显著，主要原因可能是低浓度的盐胁迫刺激苦楝体内的保护机制，促进叶绿素含量的提高（孔强等，2019），另一个原因可能是苦楝吸收较多的钠离子降低叶绿素酶的活性，进而促进叶绿素的积累（武小靖等，2014）。同时也证明苦楝对 200 mmol·L^{-1} 浓度的 Na_2SO_4 和 Na_2C0_3 也有一定抗性。而高浓度盐胁迫下，苦楝的叶绿素含量一直低于对照，主要是高浓度盐胁迫会对叶绿体基粒片层和类囊体结构造成不可逆的破坏，造成叶绿素含量的降低（穆永光，2016）。另一种解释是离子毒害降低叶绿素-蛋白质复合物的稳定性，同时增加叶绿素酶活性，促进叶绿素的分解，抑制叶绿素的合成，破坏叶绿体结构（Djanaguiraman & Ramadass，2004；赵秋月和张广臣，2015）。本研究得到，盐胁迫显著抑制苦楝幼苗的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO_2 浓度。因为盐胁迫会导致叶绿素生物合成受阻、光合色素降解以及参与光合作用的酶失活，进而造成光合作用紊乱（Ashraf & Harris，2013；邹丽娜等，2011）。盐胁迫刺激植株根系产生的脱落酸以及渗透胁迫导致气孔导度的降低（吴顺等，2014）。气孔导度的降低又阻碍 CO_2 通过气孔进入叶绿体参与光合作用，导致净光合速率的降低，表明气孔限制是苦楝光合速率降低的主要因素（李远航等，2019）。但也有研究表明，高浓度盐胁迫条件下，非气孔限制是光合作用降低的主要因素，但只有当气孔导度下降，同时胞间 CO_2 浓度提高时才能说明是非气孔限制导致光合速率降低（高冠龙等，2018）。本研究表明，与中性盐相似，碱性盐胁迫对苦楝的光合指标及叶绿素含量均呈下降趋势，且随处理时间增加，下降比例大于中性盐处理。主要是苦楝在碱性盐胁迫下，既受到离子毒害作用，又受到高 pH 的损害，高 pH 会破坏植株的核酸、蛋白质等大分子物质，还会对生物膜产生不可逆的损伤，影响其选择透过性，破坏或抑制跨膜电化学电位梯度，从而对植株造成更大的破坏（郭淑华等，2017；Yang et al., 2009）。另外高 pH 既通过影响叶绿体中类囊体两侧 H^+浓度降低了叶绿体 ATP 合成的动力，又通过破坏苦楝叶片细胞内外的酸碱平衡而使植株耗费更多的能量来向细胞外分泌 H^+或积累具有缓冲作用的代谢产物（刘兆普等，2017；郭立泉，2005）。此外，盐胁迫处理的相对电导率和水分饱和亏损均显著高于对照，主要是在盐碱条件下，苦楝不能达到最佳含水量，并且盐元素的积累增加，阻碍了剩余部分的吸收。且碱性胁迫引起的高 pH 值强烈抑制了根系的吸水，苦楝幼苗合成了大量的渗透调节物质来抵抗胁迫，从而消耗更多的水分（Wang et al., 2019）。盐碱还会对脂质产生氧化损伤，并降低膜的稳定性（Mittal et al., 2012；Sienkiewicz-Cholewa et al., 2018）。总之，盐碱胁迫下苦楝叶绿素含量、蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO_2 浓度的降低，导致光合光合速率的降低，光合光合速率的降低和叶面积的减少共同导致植物生长量的减少（Palmerini et al., 2019）。为在盐碱地种植苦楝，发展苦楝耐盐品种是提高苦楝耐盐性的有效途径。本研究主要是涉及盐碱胁迫对苦楝幼苗生长和光合生理指标的影响，但盐碱的危害是多方面的，例如盐和碱的积累导致土壤结构的退化，从而影响土壤的水分和空气运动以及根系的渗透（Bano & Fatima, 2009）。中性盐和碱性盐胁迫下苦楝的耐盐性机理还有待进一步研究。综上所述，本研究表明，苦楝对中性盐和碱性盐胁迫均有一定抗性，碱性盐对苦楝幼苗的胁迫程度更大，揭示盐胁迫下苦楝幼苗的形态方面和光合生理方面的适应机制，能够为抗盐和耐盐苦楝的培育提供理论基础。但还有必要进行田间试验，以获得更加客观的结果，为苦楝在盐碱地区的推广提供重要依据。

参考文献：

ASHRAF M, HARRIS PJC, 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview[J]. Photosynthetica, 51(2): 163-190.

BANO A, FATIMA M, 2009. Salt tolerance in *Zea mays* (L). following inoculation with *Rhizobium* and *Pseudomonas*[J]. Biol Fert Soils, 45(4): 405-413.

BERNSTEIN N, MEIRI A, ZILBERSTAINE M, 2004. Root growth of avocado is more sensitive to salinity than shoot growth[J]. J Amer Soc Hort Sci, 129(2): 188-192.

CHEN LJ, DENG XM, DING M, et al., 2014. Geographic variation in traits of fruit stones and seeds of *Melia azedarach*[J]. J Beijing For Univ, 36(1): 15-20. [陈丽君，邓小梅，丁美美，等，2014. 苦楝种源果核及种子性状地理变异的研究[J]. 北京林业大学学报，36(1): 15-20.]

CHENG SM, GU WC, 2005. The phenological division of distribution area in China for *Melia azedarach*[J]. Sci Silv Sin, 41(3): 186-191. [程诗明，顾万春, 2005. 苦楝中国分布区的物候区划[J]. 林业科学, 41(3): 186-191.]

DJANAGUIRAMAN M, RAMADASS R, 2004. Effect of salinity on chlorophyll content of rice genotypes[J]. Agr Sci Dig, 24(3): 178-181.

GAO GL, FENG Q, ZHANG XY, et al., 2018. An overview of stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis of plants[J]. Arid Zone Res, 35(4): 929-937. [高冠龙，冯起，张小由，等, 2018. 植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究综述[J]. 干旱区研究, 35(4): 929-937.]

GUO LQ, 2005. Comparison of organic acid accumulation in *Puccinellia tenuiflora* under salt stress and alkali stress[D]. Changchun: Northeast Normal University. [郭立泉, 2005. 盐、碱胁迫下星星草体内有机酸积累比较[D]. 长春：东北师范大学.]

GUO SH, NIU YJ, ZHAI H, et al., 2017. Effect of alkaline salt stress on fluorescence characteristics, xanthophyll cycle and cyanide-resistant respiration of grape hybrid rootstocks[J]. Plant Physiol J, 53(11): 88-96. [郭淑华，牛彦杰，翟衡，等, 2017. 碱性盐胁迫对葡萄杂交砧木荧光特性、叶黄素循环与抗氰呼吸的影响[J]. 植物生理学报，53(11): 88-96.]

HUANG ZQ, YUAN S, DING SF, et al., 2019. Effects of salt stress on the growth of *Handroanthus chrysotrichus* seedlings[J]. Mod Hort, 373(1): 25-27. [黄稚清，袁森，丁释丰，等, 2019. 盐分胁迫对红果风铃木幼苗生长的影响[J]. 现代园艺, 373(1): 25-27.]

JIN ZL, ZHOU QY, 2014. Effects of NaCl stress on seed germination and seedling growth of *Zea mays* L. [J]. Hubei Agric Sci, 53(13): 2989-2991. [金正律，周秋艳, 2014. 盐胁迫对不同玉米品种种子发芽及幼苗生长的影响[J]. 湖北农业科学, 53(13): 2989-2991.]

KONG Q, MA XH, GONG LX, et al., 2019. Growth and physiological responses of *Taxodium mucronatum*×*Cryptomeria fortunei* under different salt stress conditions[J]. J SW For Univ, 39(2): 179-183. [孔强，马晓华，宫莉霞，等, 2019. 不同盐胁迫条件下东方杉的生长及生理响应研究[J]. 西南林业大学学报, 39(2): 179-183.]

LI YZ, YANG JS, YU M, et al., 2019. Different effects of NaCl and Na_2SO_4 on the carbon mineralization of an estuarine wetland soil[J]. Geoderma, 344: 179-183.

LI YH, HE KN, ZHANG T, et al., 2019. Effects of salt stress on the photosynthetic and physiological indexes of *Lycium ruthenicum*[J]. Sci Soil Water Conserv, 17(1): 83-88. [李远航，贺康宁，张潭，等, 2019. 盐胁迫对黑果枸杞光合生理指标的影响[J]. 中国水土保持科学, 17(1): 83-88.]

LIN JX, WANG YN, SUN SN, et al., 2016. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth, photosynthesis and photosynthetic pigments of *Leymus chinensis* seedlings under salt-alkali stress and nitrogen deposition[J]. Sci Total Envir, 576: 234-241.

LIU ZP, XUE YF, 2008. Effects of NaCl and Na_2CO_3 stresses on photosynthesis and parameters of chlopophyll fluorescence in *Helianthus Tuberosus* seedlings[J]. J Plant Ecol, 32(1): 161-167. [刘兆普，薛延丰, 2008. 不同浓度 NaCl 和 Na_2CO_3 处理对菊芋幼苗光合及叶绿素荧光的影响[J]. 植物生态学报, 32(1): 161-167.]

LIU ZX, ZHANG HX, YANG XY, et al., 2014. Growth, and cationic absorption, transportation and allocation of *Elaeagnus angustifolia* seedlings under NaCl stress[J]. Acta Ecol Sin, 34(2): 326-336. [刘正祥，张华新，杨秀艳，等, 2014. NaCl 胁迫下沙枣幼苗生长和阳离子吸收，运输与分配特性[J]. 生态学报, 34(2): 326-336.]

MIAO HX, SUN MG, XIA Y, et al., 2005. Effects of salt stress on root activity of *Melia azedarach* L. seedlings[J]. J Shandong Agric Univ (Nat Sci Ed), 36(1): 9-12. [苗海霞，孙明高，夏阳，等, 2005. 盐胁迫对苦楝根系活力的影响[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 36(1): 9-12.]

MITTAL S, KUMARI N, SHARMA V, 2012. Differential response of salt stress on *Brassica juncea*: Photosynthetic performance, pigment, proline, D1 and antioxidant enzymes[J]. Plant Physiol Biochem, 54: 17-26.

MU YG, 2016. Effect of saline-alkali stress on growth and physiology of *Amorpha fruticosa*[D]. Changchun: Northeast Normal University. [穆永光, 2016. 盐碱胁迫对紫穗槐生长和生理的影响[D]. 长春：东北师范大学.]

MUMMS R, 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together[J]. New Phytol, 167(3): 645-663.

OU C, HU X, YAO XM, et al., 2019. Physiological characteristics in *Platycladus orientalis* under salt and drought stress and regulated by SA[J]. J Arid Land Resour Envir, 33(8): 186-192. [偶春，胡欣，姚侠妹，等，2019. 盐旱胁迫下侧柏幼苗的生理响应及水杨酸的调控作用[J]. 干旱区资源与环境, 33(8): 186-192.]

PALMERINI CA, BALDONI L, MARIOTTI R, et al., 2019. Behavior of four olive cultivars during salt stress[J]. Front Plant Sci, 10: 867.

SHAN QH, ZHANG JF, RUAN WJ, et al., 2011. Response of soil quality indicators to comprehensive amelioration measures in coastal salt-affected land[J]. Acta Ecol Sin, 31(20): 6072-6079. [单奇华，张建锋，阮伟建，等，2011. 滨海盐碱地土壤质量指标对生态改良的响应[J]. 生态学报, 31(20): 6072-6079.]

SIENKIEWICZ-CHOLEWA U, SUMISLAWSKA J, SACALA E, et al., 2018. Influence of silicon on spring wheat seedlings under salt stress[J]. Acta Physiol Plant, 40(3): 54.

SILVEIRA JAG, ARAUJO SAM, LIMA JPMS, et al., 2009. Roots and leaves display contrasting osmotic adjustment mechanisms in response to NaCl-salinity in *Atriplex nummularia*[J]. Environ Exp Bot, 66(1): 1-8.

WANG BP, DONG XY, DONG KH，2013. Effect of saline-alkali stress on the physiological characteristics of Alfafa seedlings[J]. Acta Agr Sin, 21(6): 1124-1129. [王保平，董晓燕，董宽虎, 2013. 盐碱胁迫对紫花苜蓿幼苗生理特性的影响[J]. 草地学报, 21(6): 1124-1129.]

WANG JY. 2013. Studies on salt-tolerant mechanism of seeds and seedlings in *Melia azedarach* L. [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University. [王家源. 苦楝种苗耐盐胁迫的生理响应机制研究[D]. 南京：南京林业大学, 2013.]

WANG SF, HU YX, SUN HJ, et al., 2014. Effects of salt stress on growth and root development of two oak seedlings[J]. Acta Ecol Sin, 34(4): 1021-1029. [王树凤，胡韵雪，孙海菁，等，2014. 盐胁迫对 2 种栎树苗期生长和根系生长发育的影响[J]. 生态学报，34(4): 1021-1029.]

WANG YN, JIE WG, PENG XY, et al., 2019. Physiological adaptive strategies of oil seed crop *Ricinus communis* early seedlings (cotyledon vs. true leaf) under salt and alkali stresses: from the growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence[J]. Frontiers Plant Sci, 9: 1939.

WEI HX, SUN MG, XIA Y, et al., 2005. Effects of NaCl stress on the membrane permeability and the content of osmotic adjustable organic substances of *Melia azedarach* seedlings[J]. J Gansu Agric Univ, 10(5): 599-603. [魏海霞，孙明高，夏阳，等, 2005. NaCl 胁迫对苦楝细胞膜透性和有机渗透调节物质含量的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 10(5): 599-603.]

WU S, ZHANG XQ, CAI Y, 2014. Effects of drought stress on chlorophyll contents and photosynthetic characteristics of cucumber seedlings[J]. Chin Agric Sci Bull, 30(1): 133-137. [吴顺，张雪芹，蔡燕，2014. 干旱胁迫对黄瓜幼苗叶绿素含量和光合特性的影响[J]. 中国农学通报, 30(1): 133-137.]

WU XJ, YANG Q, ZHANG GJ, et al., 2014. Effect of salinity of soil on physio-biochemistry indexes of *Lycium barbarum*[J]. North Hortic, (12): 137-141. [武小靖，杨晴，张国君，等，2014. 土壤含盐量对枸杞生理生化指标的影响[J]. 北方园艺, (12): 137-141.]

XU L, LIU J, ZHANG Z, et al., 2018. Effect of salt stress on growth and physiology in *Melia azedarach* seedlings of six provenances[J]. Int J Agri Biol, 20(2): 471-480.

YANG C, CHONG J, KIM C, et al., 2018. Osmotic adjustment and ion balance traits of an alkaline resistant halophyte *Kochia sieversiana* during adaptation to saline and alkaline conditions[J]. Plant Soil, 294: 263-276.

YANG C, SHI D, WANG DL, 2008. Comparative effects of salt and alkali stresses on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali-resistant halophyte *Suaeda glauca* (Bge.)[J]. Plant Growth Regul, 56(2): 179-190.

YANG CW, ZHANG ML, LIU J, et al., 2009. Effects of buffer capacity on growth, photosynthesis, and solute accumulation of a glycophyte (wheat) and a halophyte (*Chloris virgata*)[J]. Photosynthetica, 47(1): 55-60.

ZHANG ZH, WANG JY, YU FY, 2014. Effects of NaCl stress on germination characteristics of *Melia azedarach* L. seeds from two provenances[J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 38(5): 107-112. [张子晗，王家源，喻方圆，2014. 盐胁迫对两种源苦楝种子萌发特性的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 38(5): 107-112.]

ZHAO QY, ZHANG GC, 2015. Effects of alkaline salt stress on root activity and photosynthetic pigment of three tomato species[J]. Jiangsu Agric Sci, 43(11): 219-223. [赵秋月，张广臣，2015. 碱性盐胁迫对 3 种番茄根系活力和光合色素的影响[J]. 江苏农业科学，43(11): 219-223.]

ZOU LN, ZHOU ZY, YAN SY, et al., 2011. Effect of salt stress on physiological and biochemical characteristics of *Amorpha fruticosa* seedlings[J]. Acta Pratac Sin, 20(3): 84-90. [邹丽娜，周志宇，颜淑云，等，2011. 盐分胁迫对紫穗槐幼苗生理生化特性的影响[J]. 草业学报，20(3): 84-90.]